云 南 植 物 研 究 8（2）：125—131，1986
Acta Botanica Yunnanica

红皮树胚胎发育

叶秀粦　　钱南芬　王伏雄
（中国科学院华南植物研究所）　（中国科学院植物研究所）

摘要 本文报道红皮树（*Styrax suberifolius* Hook. et Arn.）大小孢子发育和早期胚胎发生。子房具胚珠20—23枚，胚珠横生，珠被二层，薄珠心，孢原细胞直接起大孢子母细胞作用。合点端大孢子具功能。胚囊发育为正常型。成熟胚囊具大量淀粉粒。小孢子形成为同时型，成熟花粉为二细胞型。传粉后、受精前两个助细胞在形状和对苏木精着色程度上有显著区别。胚乳发育为细胞型。在合子分裂前，胚乳细胞增至约 26 个时，暂时停止分裂。苏木精对细胞质不易着色，似解体细胞。有胚乳吸器。

关键词 红皮树；胚；雌配子体；雄配子体；助细胞；胚乳

红皮树（*Styrax suberifolius* Hook. et Arn.）是热带亚热带特有植物，生长快，木材纹理直，可以做胶合板，是造纸和制火柴的好材料。但种子萌发率极低，给林业育种工作造成困难。为此我们进行胚胎学研究。

Manshard 曾报道玉铃花（*Styrax obassia* Sieb. et Zucc.）的早期胚胎发生[11]。Veillet-Bartozewska 描述过欧洲安息香（*Styrax officinalis* L.）的胚胎发生[17]。Davis（1966）关于安息香科胚胎作过综述[3]。红皮树的胚胎研究，迄今未见报道。本文就红皮树的雌雄配子体发育，传粉和受精，胚和胚乳的发育进行了观察，提供育种工作者参考。

材料和方法

试验材料均采自广东林业科学研究所树木园栽培的红皮树。

从1982年 4 月到 9 月定期固定花芽、花及果实。开花前20天每隔二天固定一次，开花时进行人工授粉，授粉后的54小时内，每隔 2 小时固定一次，以后则隔天固定一次直到授粉后第十二天为止。授粉十二天以后至胚成熟前每周固定一次。用FAA和Nawashin固定液固定。常规石蜡切片制片，一般厚度 8 微米，授粉后的柱头和胚珠切片厚度12微米，铁矾-苏木精染色。用醋酸洋红压片观察小孢子母细胞发育。

本文于1985年 7 月10日收到。
* 本研究在喻诚鸿教授的支持下完成的。
梁琪芳同志加参石蜡切片制片和图版照片洗印，谨此致谢

观 察 结 果

1.雌配子体发育

红皮树的子房具胚珠20—30枚（随机取样，以50朵花计算）。1982年4月2日的材料已形成胚珠原基。4月7日，原基前端分化有一层珠心细胞。4月9日，靠珠心基部出现内珠被原基，以后发育为内珠被（图版Ⅰ，12）。4月13日，内珠被基部外侧又有外珠被原基出现，往后发育为外珠被（图版Ⅰ，13）。内外珠被逐渐向前端发展把珠心包围。珠孔由内珠被形成，孢原细胞始于珠心表皮下面的一个细胞，这个细胞体积逐渐增大，细胞质浓，核大，可以与其他细胞区分。孢原细胞直接发育为大孢子母细胞，它的体积较大，细胞质较浓，具有显著的细胞核。珠孔和合点形成水平直线，而与珠柄垂直，胚珠为横生型。4月15日至22日约八天左右，观察到大孢子母细胞向胚囊两端延长（图版Ⅰ，14）。大孢子母细胞进行减数分裂，形成二分体（图版Ⅰ，15），第二次再分裂形成四个大孢子，四个大孢子呈直线排列。其中珠孔端的三个大孢子退化，合点端的一个发育，为具功能的大孢子。具功能大孢子的核分裂产生两个游离核（图版Ⅰ，16），两个游离核向相对两端拉开，各自再分裂一次，经过三次分裂，形成八核，而后组成七个细胞八核的胚囊，胚囊发育为正常型。助细胞具丝状器，下端有液泡，助细胞特别长，几乎占胚囊长度的1/2（图版Ⅰ，18），尖端一直延伸到珠孔末端，极少数助细胞有多核现象。有些助细胞在开花授粉期间上端出现液泡。卵细胞紧靠着助细胞，珠孔端有一大液泡，核被挤向另一侧；卵细胞中的淀粉粒不多（图版Ⅰ，19），随着胚囊的成熟，卵核周围淀粉粒增加，液泡比原来的小。三个反足细胞排列成品字形，细胞质浓，具腺细胞特点（图版Ⅰ，20）。大多数反足细胞在受精前就开始解体，双受精完成后逐渐消失。但有少数反足细胞在受精完成后，胚乳已分裂为八个细胞时还没有退化。两个极核紧靠着卵细胞（图版Ⅰ,17），当胚囊成熟时，出现许多淀粉粒，两个极核常常被挤成不规则形（图版Ⅰ，18箭头）。

2.雄配子体发育

1982年4月3日幼小花药的横切面，细胞还未分化，在4月5日的材料中，从花药横切面中可看到最外有一层表皮细胞，表皮以内有一群分裂活跃的细胞，花药四角隅的细胞分裂较快，在表皮下分化出孢原细胞。孢原细胞比其他的细胞大，分裂为两层细胞。外面的成为初生壁细胞，里面的为初生造孢细胞，初生壁细胞进行垂周和平周分裂，形成二层同心圆细胞（图版Ⅰ，1）。在4月9日的材料中，花药壁已完全分化，从外到里分别为扁平的表皮细胞，药室内壁、中层和绒毡层各为一层细胞。绒毡层细胞具腺细胞特点，原生质较浓。初生造孢细胞分裂形成造孢细胞，后者发育为小孢子母细胞。小孢子母细胞体积较大，核也大，原生质浓（图版Ⅰ，2、3）。在4月13日材料中，小孢子母细胞进行减数分裂，形成两个核（图版Ⅰ，4），两个核同时再分裂，形成四个核。分裂完成后，在四个核之间产生胼胝质壁，同时分隔形成四分体。四分体大多数为四面体形（图版Ⅰ，5、6）。少数为交叉（十字）形。以后四分体之间的胼胝质壁溶解，四个小孢子彼此分开，形成小孢子。这时绒毡层细胞排列松散，细胞内可见

1—2细胞核，原生质开始解体，在4月15日至25日材料中观察到花粉逐渐成熟（图版Ⅰ，7、8），由一个细胞分裂为两个细胞（图版Ⅰ，9），一个营养细胞和一个生殖细胞。营养细胞比较大，生殖细胞比较小，原生质较少，细胞壁清楚。花粉在2细胞时期散粉。此时绒毡层细胞只看到细胞壁和退化的核，细胞质已解体（图版Ⅰ，7）。药隔较发达。

3.传粉和受精

4月下旬雌雄配子体发育已成熟，在4月27日左右开花，花期约二周。花粉落到柱头上约一小时后开始萌发，花粉管通过花柱道向下弯曲生长，约48—52小时到达珠孔，但多数仅延伸至花柱道的中途即停止生长，仅少数到达珠孔（在一百个子房切片中只见到一个子房内的少数胚珠有花粉管进入）。至此花粉管进入一个体积显著地细长、染色较深的助细胞中；在花粉管中见有营养核和生殖细胞。生殖细胞长椭圆形（图版Ⅰ，10），在花粉管中分裂，形成两个精子（图版Ⅰ，11）。受精前，卵细胞的液泡收缩，核周围的淀粉粒分布比较均匀（图版Ⅱ，1）。两个极核互相靠近、合并，中间核膜消失较慢，未见两核仁融合（图版Ⅱ，2、3）。在传粉后和花粉管到达胚珠之前，两个助细胞有较大的差异，其中一个对苏木精着色特别深，形状较细长，核结构较松散，形状不规则且模糊。另一个着色浅，整个细胞显得肿胀，较短，核则完整而清晰（图版Ⅱ，4）。当花粉管进入胚囊后，这个助细胞开始解体，助细胞解体时间比较长，直到形成心形胚时还可以看见它们的痕迹。没有花粉管进入的胚珠，两个助细胞没有显著差异（图版Ⅱ，5），在维持一段时间后，同时解体。有些胚囊中的淀粉在受精前已逐渐减少，因此极核和卵细胞比较容易观察。有些胚囊中的淀粉粒仍然很多，卵细胞和极核比较难观察。

4.胚和胚乳的发育

传粉52小时后的材料中观察到初生胚乳核已经纵分裂为一大一小的两个胚乳细胞（图版Ⅱ，6），而合子尚未分裂。胚乳细胞体积逐渐增大，细胞内的淀粉粒也逐渐增多，直到淀粉粒充满整个细胞。胚乳细胞同时再分裂，其中较大的一个为纵分裂，较小的一个为横分裂（图版Ⅱ，7）。传粉后54小时胚乳细胞一般为八个细胞左右，胚乳细胞大小不一，有些胚乳细胞有两个核，含大量淀粉粒。胚乳发育为细胞型。从初生胚乳核分裂至二十六个胚乳细胞期间，分裂速度较快，此后胚乳细胞暂时停止分裂，细胞内的淀粉粒逐渐减少，逐渐被液泡所占据，胚乳细胞体积也随着增大，核周围的淀粉粒直到最后才消失（图版Ⅱ，8、9），此时，胚乳细胞内只见有一个较小的核和一个大液泡，核膜清晰，细胞质不易着色，它们的体积不再增大，并呈解体状。直到合子开始分裂时，胚乳细胞才又活跃起来，细胞质逐渐增加，着色能力也逐渐增强。当合子分裂至四个细胞的原胚时，胚乳细胞又继续分裂，在合子附近及外缘的胚乳细胞分裂较快，细胞体积比中间的要小，细胞质较浓，染色也比中间的深。当原胚有四个细胞时，可以看到一列胚乳吸器细胞位于合点端，其形状与胚乳本体细胞不同，细胞较细长，胞质较少（图版Ⅱ，13）。

卵细胞受精后还有液泡，核的周围有许多淀粉粒（图版Ⅱ，10）。此时的合子形状上与胚乳细胞很相似，只有位置上可与胚乳细胞相区别。当胚乳细胞分裂至十六个时，

合子中的淀粉粒消失，因而彼此间容易辨别。合子大约有二个月左右的休眠期。7月上旬合子开始分裂。第一次是横向分裂形成顶细胞和基细胞，顶细胞横分裂（图版Ⅱ，11），接着基细胞也横分裂，形成直线排列的四个细胞原胚，紧靠顶细胞的一个细胞先斜分裂为两个细胞。随后顶细胞也纵向分裂约为7—8个细胞（图版Ⅱ，12），到7月下旬形成了多细胞的球形胚（图版Ⅱ，14）。外面一层细胞将衍生为表皮原，里面的细胞进一步分裂产生原形成层和基本分生组织。8月中旬形成心形胚，出现子叶原基。此时还可以见到助细胞的痕迹（图版Ⅱ，15）。8月下旬胚已成熟，形成子叶、下胚轴、胚根和胚芽，此时的胚柄细胞仍很明显，当胚成熟时，胚柄还残留，红皮树的胚胎发育属于茄型[3]。

讨 论

根据以上观察到红皮树的胚胎发育类型和结构与E. Manshard[11]报道的玉铃花基本上一致。但是我们也观察到一些不同的地方：

1.红皮树在传粉后花粉管到达胚珠之前，有的胚囊中两个助细胞在形态上以及对苏木精的反应方面均有较明显的差别，当花粉管进入胚囊时，是通过其中一个较细长的，着色较深的助细胞。但也有些胚囊中的两个助细胞尽管在传粉后也没有看见形态上有显著的差异，这些胚珠没有花粉管进入，两个助细胞维持生活状态一些时候才同时退化。看来受精前助细胞形态结构上与生化上的明显差异与花粉管的进入有着密切的关系。用光学显微镜观察红皮树两个助细胞在传粉后和花粉管到达之前形态上的显著差别，这一现象在安息香科安息香属胚胎研究中未见有报道，但Jensen在棉花上曾有报道。Jensen（1965）[5]指出：棉花胚囊中的两个助细胞在受精前含钙离子的浓度显然不同，这差异可能是花粉管只进入其中一个助细胞的重要原因之一。Jensen等（1968）[6]又指出：在棉花两个助细胞中，有一个在传粉后和花粉管到达胚珠之前退化，而另一个则维持生活状态一些时候才退化，先退化的助细胞肯定地是接受花粉管。至今，借助电子显微镜观察研究的结果表明，有些植物如：玉米[4]；树兰[2]；甘比耳氏栎[13]；针茅[12]；角胡麻[14]；烟草[15]等。它们的助细胞变化也属这种情况。但也有些植物如芥菜[16]；矮牵牛[18]它们的助细胞在花粉管进入以后才开始退化。看来助细胞退化的先后在不同植物中不同，究竟助细胞退化起什么作用？我们在红皮树中观察到两个助细胞在传粉后和花粉管到达胚珠之前，形态与生化组成上的差异与受精的关系，有待进一步探讨。

2.红皮树与许多"细胞型"胚乳植物一样，它们的胚乳细胞分裂先于合子的分裂。但是在它们发育过程中的节奏比较独特，即在合子分裂前胚乳细胞分裂比较活跃，细胞内部充满淀粉粒。当胚乳达到约二十六个细胞左右时，就停止分裂，但体积逐渐增大，细胞内的淀粉粒则逐渐消失，在淀粉粒全部消失后，细胞体积不再增大，变成象要解体的状况，此时合子仍然处于休眠状态。一直到合子开始分裂，胚乳细胞才又重新活跃起来，细胞质逐渐增加；染色加深，当合子分裂至四个细胞原胚时，胚乳细胞又继续分裂。在合子休眠期间，胚乳细胞出现的这一现象，可能是处于相应的休眠状态。在一些细胞型胚乳植物中如玄参和安息香属没有见到同样报道[1、7、8、9、10]。

参 考 文 献

〔1〕 Brink, R. A. and C. C. Cooper, 1947: *Bot. Rev.*, 13:423—477.
〔2〕 Cocucci, A. E. and W. A. Jensen, 1969: *Amer. J. Bot.*, 56:629—640.
〔3〕 Davis, G. L., 1966: Systematic Embryology of Angiosperms, Wiley, New York.
〔4〕 Diboll, A. G., 1968: *Amer. J. Bot.*, 55:787—806.
〔5〕 Jensen, W. A., 1965: *Amer. J. Bot.*, 52: 238—256.
〔6〕 Jensen, W. A. and D. B. Fisher, 1968: *Planta*, 78: 158—183.
〔7〕 Krishna Iyengar, C. V., 1939: *J. Indian Bot. Soc.*, 18 (1): 13—20.
〔8〕 Krishna Iyengar, C. V., 1940: *J. Indian Bot. Soc.*, 18 (2): 35—42.
〔9〕 Krishna Iyengar, C. V., 1940: *J. Indian Bot. Soc.*, 18 (4—6): 179—189.
〔10〕 Krishna Iyengar, C. V., 1940: *J. Indian Bot. Soc.*, 19 (1—3): 5—7.
〔11〕 Manshard, E., 1936: *Planta*, 25: 364—383.
〔12〕 Maze, J. and S. Lin, 1975: *Can. J. Bot.*, 53: 2958—2977.
〔13〕 Mogensen, H. L., 1978: *Amer. J. Bot.*, 59 (9):931—941.
〔14〕 Mogensen, H. L., 1978: *Amer. J. Bot.*, 65 (9):953—964.
〔15〕 Mogensen, H. L. and H. K. Suthar, 1979: *Bot. Gaz.*, 140 (2):168—179.
〔16〕 Schulz, Sr. R. and W. A. Jensen, 1968: *Amer. J. Bot.*, 55:541—552.
〔17〕 Veillet-Bantoszewska, M., 1960: *Comptes Rendus Acad. Sci. Paris*, 250:905—907.
〔18〕 Van Went, J. L., 1970: *Acta Bot. Neer.*, 19:468—480.

EMBRYOLOGICAL STUDIES OF STYRAX SUBERIFOLIUS

Ye Xiulin, Qian Nanfen and Wang Fuxiong(Wang Fu-hsiung)

(*South China Institute of Botany, Academia Sinica*)

(*Institute of Botany, Academia Sinica*)

Abstract The present paper deals with the development of male and female gametophytes and the early embryogenesis of *Styrax suberifolius*. The ovary contains 20—23 ovules. The ovules are hemitropous, with 2 integuments, tenuinucellate and the archesporial cell functions directly as the megaspore mother cell. The chalazal megaspore is functional. The development of the embryo sac conforms to the normal type. The mature embryo sac is rich in starch grains. The formation of the microspores are of the simultameous type and the mature pollen grain is 2-celled. After pollination and before fertilization the two synergids are obviously different in shape and in staining reaction to haematoxylin. The endosperm is cellular type. Before the division

of the zygote the endosperm increases to about 26 cells and then remain at this stage for some time. The cells are not easy to be stained with haematoxylin and they look like disintegrated cells. The endosperm haustoria are present.

Key words *Styrax suberifolius*; Embryo; Male gametophyte; Female gametophyte; Synergid; Endosperm

图 版 说 明

图版Ⅰ 1.花药横切面，示孢原细胞和三层花药壁。×250 2.花药横切面，示小孢子母细胞和绒毡层细胞。×500 3.小孢子母细胞。×1000 4.小孢子母细胞分裂成二核。×1000 5.正在形成的四分体。×1000 6.四面体形的四分体包围在胼胝质壁中。×1000 7.花药横切面，示单核花粉。绒毡层细胞的细胞质已解体，只剩退化的细胞核和细胞壁。×250 8.单核花粉。×1000 9.二细胞花粉，营养细胞和生殖细胞。×1300 10.花粉管中的营养核和生殖细胞。×1000 11.花粉管中的营养核和两个精子。×1000 12.胚珠纵切面，示大孢子母细胞和一层细胞的珠心。×500 13.示大孢子母细胞和两层珠被。×500 14.大孢子母细胞向两端拉长。×500 15.大孢子母细胞分裂成二分体。×500 16.三个大孢子解体，合点端大孢子分裂为二核胚囊。×500 17.两个助细胞和两个极核〔箭头〕。×500 18.成熟胚囊，两个助细胞长度占胚囊的一半。胚囊中的大量淀粉粒挤着二极核〔箭头〕。×500 19.卵细胞内具一大液泡，卵核位于靠边的细胞质中。×1000 20.三个反足细胞呈品字形排列。×500 21.二极核紧靠在一起。×1500

图版Ⅱ 1.卵细胞，核周围的淀粉粒增多，液泡体积缩小。×1000 2.二极核开始融合〔箭头〕。×1000 3.二极核融合成次生核〔箭头〕。×1000 4.授粉后，受精前的二助细胞，左边的粗而短、染色浅，右边的细长、染色深。×500 5.授粉后，没有花粉管进入的胚珠两个染色、形态相似的助细胞。×300 6.两个胚乳细胞体积大小不同。×500 7.两个胚乳细胞体积增大，细胞内充满淀粉粒，二核正处于分裂后期。×500 8.胚乳细胞内的淀粉粒正在消失，只有核周围存在少数淀粉粒。×130 9.胚乳细胞内的淀粉粒全部消失，每一个胚乳细胞内具一核及大液泡。×130 10.示休眠的合子〔箭头〕，胚乳细胞的淀粉已消失。×250 11.示一个基细胞和正在分裂的顶细胞。胚乳细胞的细胞质渐浓。×250 12.约7—8细胞的原胚，胚周围的胚乳细胞体积较其他部分的小。×250 13.胚乳吸器。×250 14.球形胚。×500 15.具胚柄（箭头）的心形胚，助细胞尚有痕迹（箭头）。×140

Explanation of the plates

Plate I, Figs. 1—21. Embryology of *Styrax suberifolius*. Fig. 1, cross section of anther showing the archesporial cell and 3-layered anther wall. ×250. Fig. 2. cross section of anther showing the microspore mother cell and tapetum. ×500. Fig. 3. microspore mother cell. ×1,000. Fig. 4. microspore mother cell divided into 2 nuclei. ×1,000. Fig. 5. tetrad. ×1,000. Fig. 6. tetrahedral tetrad surrounded by callose wall. ×1,000. Fig. 7. cross section of anther, showing the 1-nucleate pollen grains and tapetum, the latter with degenerated cytoplasm but the nuclei and cell walls remained. ×250. Fig. 8. 1-nucleate pollen grain. ×1,000. Fig. 9. 2-celled pollen, with vegetative and generative cells. ×1,300. Fig. 10. vegetative nucleus and generative cell in pollen tube. ×1,000. Fig. 11. vegetative nucleus and two sperms in pollen tube. ×1,000. Fig. 12. longiyudinal section of the ovule, showing megaspore mother cell and one layered nucellus. ×500. Fig. 13. megaspore mother cell and two integuments. ×500. Fig. 14. megaspore mother cell elongating toward both ends. ×500. Fig. 15. megaspore mother cell divided into a diad. ×500. Fig. 16. three megaspores degenerated and the chalazal one divided into a 2-nucleate embryo

sac. ×500. Fig. 17. two synergids and two polar nuclei (arrow). ×500. Fig. 18. in mature embryo sac the synergids being about half of embryo sac in length and the massive starch grains crowding against tow polar nuclei. ×500. Fig. 19. egg cell with a large vacuole and its nucleus located in the cytoplasm along the side. ×1,000. Fig. 20. three antipodals arranged in triangular form. ×500. Fig. 21. two polar nuclei in contact. ×1,500.

Plate II, Figs. 1—15. Embryology of ***Styrax suberifolius***. Fig. 1. egg cell, showing the increase of starch grains around and reducing volume of the vacuole. ×500. Fig. 2. two polar nuclei fusing (arrow). ×1,000. Fig. 3. showing polar nuclei fused into a secondary nucleus. ×500. Fig. 4. two synergids after pollination and before fertilization, the left one being stout and light in color while the right one slender and dark. ×500. Fig. 5. two synergids are almost the same in shape and staining reaction if there is not pollen tube in ovule after pollination. ×300. Fig. 6. two endosperm cells of different size. ×500. Fig. 7. two endosperm cells enlarging in size and full of starch grains and the nucleus being in metaphase. ×500. Fig. 8. starch grains being disappeared in endosperm cell, only with a few starch grains around the nucleus. ×130. Fig. 9. starch grains completely disappeared in the endosperm cells, each endosperm cell with one nucleus and a large vacuole. ×130 Fig. 10. dormant zygote (arrow). ×250. Fig. 11 showing the basal cell and the dividing apical cell and the cytoplasm in endosperm cell becoming denser. ×250. Fig. 12. proembryo with 7—8 cells and the endosperm cells around the embryo being smaller than elsewhere. ×250. Fig. 13. showing the endosperm haustorium. ×250. Fig. 14. globular embryo. ×500. Fig. 15. the heart-shaped embryo with suspensor trace of synergids (arrow) being shown. ×140.